ACTION DE LA PHOTOPÉRIODE SUR LA CROISSANCE DE LA PHÉOPHYCÉE *BACHELOTIA ANTILLARUM*

Sanaa SHANAB* et Mahmoud Hafez ABDEL RAHMAN**

RÉSUMÉ. – Les différents types de filaments constituant le thalle de la Phéophycée *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff ne réagissent pas de façon identique à l'intensité lumineuse ni à la durée d'éclairement. Les filaments rampants principaux sont insensibles à la photopériode et atteignent leur croissance maximale dès un seuil d'intensité lumineuse indépendant de celle-ci. Au contraire, la croissance des filaments rampants secondaires et des filaments dressés exige une hémérophériode longue quel que soit le niveau énergétique; elle présente en outre des caractéristiques qui satisfont aux exigences d'une réponse photopériodique véritable. Ce phénomène est mis en évidence pour la première fois chez une algue de type nématothallien.

SUMMARY. – The different types of filaments of the thallus of *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff do not respond identically neither to the irradiance nor to the photoperiod. The chief prostrate filaments are insensitive to the photoperiod; their maximum growth is reached at a threshold of irradiance and these whatever the photoperiod. On the contrary, the growth of the secondary prostrate filaments and that of the erect filaments requires, whatever the irradiance, long photoperiods and satisfies the criteria proving a genuine long day photoperiodic response. This phenomenon is evidenced for the first time in an alga of a nematothallian type.

MOTS-CLÉS : morphogenèse, croissance, réponse photopériodique, Phéophycées, *Bachelotia antillarum*.

INTRODUCTION

L'étude de la morphogenèse des Algues a connu au cours de ces dernières années un succès croissant (Buggeln, 1981; L'Hardy-Halos *et al.*, 1984). Il faut remarquer toutefois qu'on s'est le plus souvent attaché à des espèces à morphologie et structure hautement élaborées, leurs thalles étant constitués de cladomes distincts (Chadefaud, 1952 et 1960) comme les Rhodophycées-Céramiacées (L'Hardy-Halos, 1970-71), les Chlorophycées du genre *Chara* (Ducreux, 1970) ou les Phéophycées du genre *Sphacelaria* (Ducreux, 1977), ou bien étant encore

* Département de Botanique, Faculté des Sciences, Université du Caire, Égypte.

** Laboratoire de Biologie végétale marine, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 7 quai Saint-Bernard, 75230 Paris Cedex 05 (adresse pour la correspondance).

Source : MNHN, Paris

plus complexes et d'une interprétation plus difficile, tels que ceux de la Phéophycée *Dictyota dichotoma* (Gaillard & L'Hardy-Halos, 1980) ou de la Rhodophycée *Petroglossum nicaeense* (Perrone & Felicini, 1972). C'est également sur des espèces à thalle très différencié qu'ont été le plus souvent poursuivies les recherches au plan cellulaire (Waaland & Cleland, 1972; Quatrano, 1978).

Les études portant sur des formes filamenteuses d'organisation fruste, de type nématothallien (Chadefaud, 1969) c'est-à-dire constituées de filaments unisériés ramifiés sans hiérarchie et sans cellules apicales différenciées, sont au contraire restées relativement rares. On peut citer des Chlorophycées : le genre *Cladophora* (Czaja, 1930) ainsi que plusieurs Chaetophorales (*Draparnaldia, Caespitella, Stigeoclonium*) étudiées par l'école de Clermont (Larpent-Gourgaud *et al.*, 1971; Larpent, 1973); des Rhodophycées : *Acrochaetium* sp. (Ducher & Larpent, 1976) et *Rhodochorton purpureum* (Pearlmutter & Vadas, 1978); enfin, des Xanthophycées du genre *Vaucheria* (Kataoka, 1975; Aberg, 1978). Il faut ajouter que les résultats obtenus jusqu'ici sur ces formes à structure élémentaire concernent surtout des problèmes posés par la ramification.

Sur la croissance et sur son comportement sous l'action des facteurs externes, on sait encore peu de chose. Elle est soumise à l'intensité lumineuse car un éclairement intense et un éclairement très faible provoquent une inhibition, aussi bien chez *Draparnaldia mutabilis* (Larpent, 1973) que chez *Acrochaetium* sp. (Larpent & Ducher, 1975). Elle est également sensible à la durée de la période d'éclairement, ceci chez les Chlorophycées *Draparnaldia mutabilis, Stigeoclonium farctum* et *Caespitella pascheri* et chez la Rhodophycée *Acrochaetium* sp. (Larpent & Jacques, 1973; Ducher *et al.*, 1975). Ces travaux n'ont toutefois pas conclu à l'existence d'un phénomène de nature photopériodique et, jusqu'à présent, aucune démonstration n'a été fournie de l'existence d'une réponse de nature photopériodique vraie au cours de la croissance d'une algue de type nématothallien.

Chez les trois Chlorophycées citées ci-dessus, on a en outre pu montrer qu'il existe une croissance différentielle, la vitesse de croissance des filaments secondaires étant plus faible que celle des filaments principaux sans toutefois que le phénomène soit de nature corrélative (Larpent, 1968; Kerimian & Larpent, 1972). Chez *Acrochaetium* sp. au contraire, la vitesse de croissance est la même pour tous les rameaux (Ducher & Larpent, 1976).

Enfin, la croissance est sensible à la qualité de la lumière et stimulée en particulier par les radiations de faible longueur d'onde. Ce point, qui a été abordé à l'occasion d'une autre publication (Shanab, Jacques & Magne, 1988), ne sera pas envisagé ici.

Bachelotia antillarum (Grunow) Gerloff, par sa facilité de culture et par sa morphologie à la fois précise et simple, s'est révélé particulièrement favorable pour aborder l'étude de certains aspects de la croissance chez un végétal de type nématothallien. Des investigations préliminaires ayant montré en outre que la lumière est l'un des facteurs externes les plus influents sur la croissance et qu'il intervient au moins à titre quantitatif, il convenait avant tout de déterminer la photopériode la plus favorable.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1 - Matériel vivant

Nous avons disposé d'une souche préparée par F. Magne à partir de matériel récolté dans la région de Roscoff. Elle est conservée au laboratoire de Biologie Végétale Marine sous le n° 77. Le bouturage de fragments permet d'obtenir des thalles formés de filaments rampants et de filaments dressés (cf. Résultats). Ce matériel-stock est entretenu en culture dans le milieu ES de Provasoli (1968), à une température de 20°C sous une lumière d'intensité 32 μE m^{-2} s^{-1} fournie par une lampe à décharge (Osram type HQI) à vapeur de mercure enrichie d'halogénures métalliques.

Le matériel soumis aux expériences a été constitué par des boutures formées chacune par l'extrémité apicale d'un filament rampant comprenant de 5 à 7 cellules; elles sont déposées sur des lamelles couvre-objet. Chaque sujet expérimental comprend au moins 30 de ces boutures.

2 - Conditions expérimentales

Toutes les expériences ont eu lieu à la température de 20°C et dans le milieu ES de Provasoli.

L'éclairement appliqué a été fourni par des tubes fluorescents de type «blanc brillant»; il a été dispensé selon les cas au cours de photopériodes de 4, 8 ou 16 h par jour ou en lumière continue et à des intensités de 1, 3, 7, 30, 44, 64 ou 84 μE.m^{-2}, s^{-1} ; pour certaines expériences, il a été donné sous la forme d'un éclairement à quantité d'énergie constante de 1,15 x 10^5 μE m^{-2} s^{-1}, mais sous des photopériodes différentes; enfin, dans d'autres cas encore, il a été appliqué comme éclairement trophique de base (32 μE m^{-2} s^{-1}. durant 8 h par jour) complété par une lumière d'appoint de faible énergie. Les précisions nécessaires seront ultérieurement données avant chaque expérience.

Les expériences ont duré soit 6, soit 7 jours.

3 - Appréciation des résultats

Les sujets en expérience ont été observés au fort grossissement de la loupe binoculaire puis dessinés à la chambre claire à échelle constante, d'une part avant l'expérience, d'autre part juste après la fin de celle-ci. Les dessins obtenus ont fourni les données exploitées.

La croissance des filaments des différents types est essentiellement linéaire; elle sera exprimée ici quantitativement à l'aide des paramètres proposés par Larpent-Gourgaud (1969) pour l'étude du protonema des Mousses et employés depuis dans d'autres travaux (Ducher, 1975; Cosson, 1977). Il s'agit de : a) la vitesse moyenne d'allongement (VMA) d'un filament donné (ou d'un ensemble de filaments), c'est à dire son allongement (en μm) par 24 h; b) la fréquence moyenne des mitoses (FMM) – terme qui a été préféré à celui de rythme moyen des mitoses utilisé par Larpent-Gourgaud pour désigner la même variable – qui, pour un filament donné ou un ensemble de filaments, correspond au nombre de cellules néoformées par 24 h (chaque cellule nouvelle étant issue d'une mi-

Source : MNHN, Paris

tose). Les valeurs de ces paramètres ont été à chaque fois établies à partir d'un minimum de 30 filaments d'un même type obtenus dans le même ensemble de conditions; elles ont toujours été assorties d'un intervalle de confiance calculé au risque de 5 %.

RÉSULTATS

1 - Développement des boutures

Durant le temps de chaque expérience, chaque bouture s'est allongée et s'est développée en un thalle de structure semblable à ceux de la nature, tels qu'ils ont été décrits déjà par Sauvageau (1896), Blomquist (1958) et Magne (1976).

Ce thalle (Figure 1), entièrement constitué de filaments unisériés de 30 à 40 µm de diamètre, est un nématothalle (Chadefaud, 1969). Il est hétérotriche (Fritsch, 1939), c'est à dire qu'il comporte des filaments rampants sur lesquels se forment des filaments dressés (FD).

Les filaments rampants sont étroitement appliqués sur le substrat et comparables à des stolons. On peut y distinguer des filaments rampants principaux (FRP) qui donnent naissance à des filaments rampants secondaires (FRS) d'aspect semblable et insérés obliquement sur les premiers. Les FRP et FRS produisent les uns et les autres des filaments dressés (FD) perpendiculaires au substrat. Ils peuvent aussi former des filaments courts irrégulièrement contournés assimilable à des crampons (Sauvageau, 1896) qu'on ne rencontre qu'exceptionnellement en culture et seulement chez de vieux individus. Chacun de ces filaments rampants présente une croissance terminale assurée uniquement par l'activité de sa cellule apicale. Il n'existe pas de rhizoïdes.

Les FD peuvent atteindre dans la nature de 2 à 4 cm de longueur et en principe ne se ramifient pas. Ils naissent chacun d'une cellule de filament rampant qui peut être considérée comme leur cellule-mère (CM). Tant qu'ils sont jeunes (jusqu'à 15 cellules environ), ils s'accroissent eux aussi par l'activité de leur cellule apicale; mais ensuite une zone méristématique intercalaire se met en place par des cloisonnements répétés. Il résulte de cette activité une longue file de cellules dont les plus distales sont les plus âgées et finissent par dégénérer, tandis que la zone méristématique se maintient à une distance constante de la base, qui est la même pour tous les FD d'un même thalle. Un FD adulte est donc constitué de trois segments bien distincts soit, de la base au sommet : une zone basale (ZB), une zone méristématique (ZM) formée d'une série plus ou moins importante de cellules très courtes à contenu dense, et une zone adulte (ZA) aux cellules allongées (Figure 1 A).

Une particularité remarquable de *B. antillarum* consiste dans son appareil plastidial formé de plusieurs plastes en bandelette comportant chacun un pyrénoïde à une extrémité et réunis dans la cellule en un ou deux groupements étoilés, les pyrénoïdes étant placés au centre (Fig. 1, B-C).

Au cours du développement, trois détails importants ont été notés. Tout d'abord, les segments détachés et utilisés comme boutures adhèrent rapidement

Source : MNHN, Paris

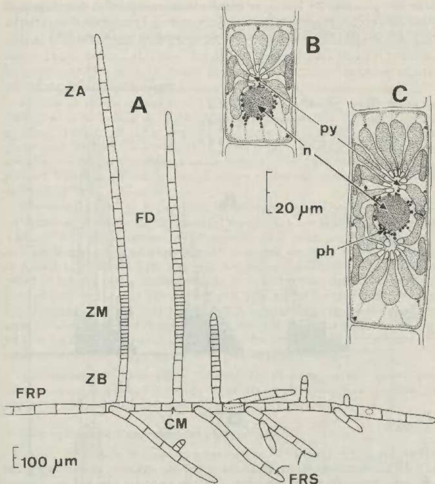


Figure 1 — *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff. — A : thalle constitué de filaments rampants (filament rampant principal FRP et filaments rampants secondaires FRS) et de filaments dressés FD produits par leur cellule-mère CM et présentant à l'état adulte trois zones distinctes : zone basale ZB, zone méristématique ZM et zone adulte ZA. — B et C : deux cellules de la zone adulte renfermant un ou deux groupements plastidiaux. (n : noyau; py : pyrénoïde; ph : physodes).

au substrat et s'y fixent en quelques heures, ce qui permet de les identifier à tout moment par la suite. Ensuite, les cellules de la bouture ne sont jamais le siège d'une formation de FRS ni de FD. Enfin, ainsi que le montre la pratique, le premier FRS et le premier FD formés sur le nouveau thalle apparaissent au

Source : MNHN, Paris

cours des premières 24 heures; ce sont les seules ramifications dont l'âge peut être connu avec certitude sans interrompre le cours de l'expérience et de ce fait les seules qui ont été retenues pour le calcul des paramètres relatifs aux FRS et FD.

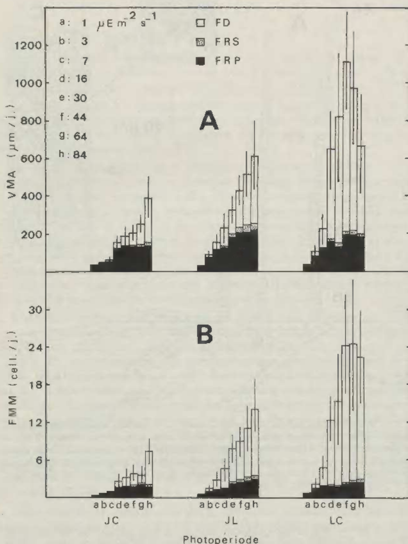


Figure 2 – Action de lumières d'intensité et de durée variées sur la croissance des divers types de filaments. – A : Action sur la vitesse moyenne d'allongement VMA. – B : Action sur la fréquence moyenne des mitoses FMM.

Source : MNHN, Paris

2 - Détermination de la photopériode optimale

Des lots homogènes de 30 thalles ont été soumis durant six jours à des éclairements d'intensité variant de 1 à 84 μE m^{-2} s^{-1}, selon une photopériode de jour long (16 h par 24 h, ou JL), une autre de jour court (8 h par 24 h, ou JC) et enfin en lumière continue (LC). Les valeurs des paramètres, traduites en histogrammes, ont été rassemblées sur la figure 2.

L'étude de celle-ci montre tout d'abord que l'initiation des ramifications du FRP (c'est à dire celle des FRS et des FD) nécessite une certaine quantité d'énergie, qui est très faible pour les FD (entre 1 et 3 μE m^{-2} s^{-1}) mais plus élevée pour les FRS (de l'ordre de 16 μE m^{-2}s $^{-1}$. et même supérieure en JC); toutefois, on peut se demander si ces derniers ne peuvent pas être induits — donc présents bien que n'étant le siège d'aucune croissance — au-dessous du seuil de 16 μE.m^{-2}.s^{-1}.

Elle montre aussi que la croissance des filaments, quelle que soit leur nature, est également tributaire de la quantité d'énergie. Les très faibles intensités (1 et 3 μE m^{-2} s^{-1}) ne permettent ni l'allongement ni la multiplication cellulaire, et ceci quelle que soit la photopériode. Mais, au delà de 16 μE m^{-2} s^{-1}, la VMA et surtout la FMM des FRP ainsi que des FRS s'établissent rapidement à un palier; le fait que celui-ci semble, en LC, situé à un niveau légèrement inférieur à ce qu'il est en JL, peut être l'indice d'un effet inhibiteur des lumières de très forte intensité. La VMA et la FMM des FD, au contraire, augmentent parallèlement à l'accroissement d'énergie; il y a là, entre les filaments rampants (FRP et FRS) et les filaments dressés, une différence importante de fonctionnement qui confirme la différence déjà apparente au plan de la morphologie.

Les résultats indiquent que la croissance est, dans une certaine mesure, proportionnelle à la quantité d'énergie reçue. Ils ne permettent pas, toutefois, de mettre en évidence une action spécifique de la photopériode.

3 - Mise en évidence d'une sensibilité photopériodique

Selon l'opinion le plus couramment admise (Vince-Prue, 1975, pp. 70-93), un phénomène ne peut être considéré comme de nature photopériodique s'il ne satisfait pas aux trois exigences suivantes : présenter une héméropériode critique, nécessiter une phase d'induction, être stimulé, en cas d'une réponse de jour long, par une prolongation de l'héméropériode trophique par un éclairement d'appoint d'énergie négligeable.

3a - Recherche d'une héméropériode critique

Pour cela, on a comparé la croissance de thalles soumis à des photopériodes différentes mais sous une quantité d'énergie demeurant constante.

Des lots homogènes de 30 thalles ont été placés, durant 7 jours, sous des éclairements d'énergie constante de 1,15 x 10^5 μE m^{-2} s^{-1} (la plus puissante permise par l'appareillage disponible) répartie selon des héméropériodes de 4, 8, 16 ou 24 h par jour, ce qui représente des intensités d'énergie respectivement de 80, 40, 20 et 13,5 μE m^{-2} s^{-1}

Source : MNHN, Paris

Les résultats, regroupés sur la figure 3, montrent tout d'abord que la croissance des FRP est, ainsi qu'on pouvait s'y attendre, très faible à l'obscurité totale : 17,7 ± 3,3 μm par jour; cette valeur correspond vraisemblablement à une croissance effectuée aux dépens des réserves du thalle et destinée à décroître

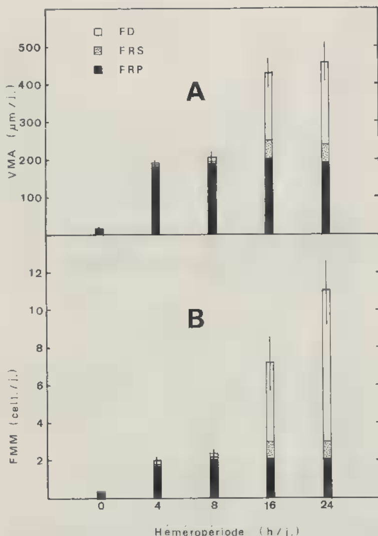


Figure 3 — Action de lumières d'héméropériodes variées mais d'énergie isoquantique sur la croissance des divers types de filaments. — A : Action sur la vitesse moyenne d'allongement VMA. — B : Action sur la fréquence moyenne des mitoses.

Source : MNHN, Paris

avec le temps puis à s'annuler. La VMA des FRP atteint d'emblée, ou presque, sa valeur maximum dès la photopériode 4h/jour et ne s'accroît que très faiblement pour des héméropériodes plus longues. En revanche, l'initiation ainsi que la VAM des FRS et des FD, presque inexistantes en héméropériode très courte, augmentent avec l'allongement de celle-ci, au moins jusqu'à la valeur 16h/jour. La quantité d'énergie fournie étant constante, on déduit que les FRP sont insensibles à la photopériode alors qu'au contraire ses ramifications y sont très sensibles.

Les valeurs de la FMM sont très sensiblement parallèles aux résultats concernant la VMA et leur analyse conduit à des conclusions équivalentes.

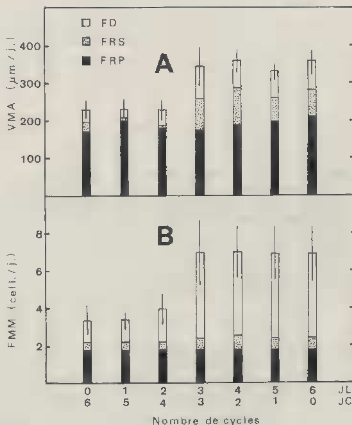


Figure 4 — Action du nombre de cycles de jours longs (JL) sur la croissance des divers types de filaments. — A : Action sur la vitesse moyenne d'allongement VMA. — B : Action sur la fréquence moyenne des mitoses FMM. (Les JL sont suivis de jours courts (JC) en nombre complémentaire pour des durées totales de 6 jours; la lumière est isoquantique).

Source : MNHN, Paris

L'ensemble de ces résultats montre bien que la stimulation des paramètres (concernant les FRS et les FD) est uniquement due à la photopériode de jours longs; ceci révèle l'existence d'une photopériode critique et, de ce fait, vérifie la première règle.

3b - Mise en évidence d'une phase d'induction

Des lots de 30 thalles ont été soumis à un éclairement constamment isoénergétique d'une valeur de 1,15 x 10^5 μE m^{-2} s^1 (soit 40 μE m^{-1} s^{-1} en JC et 20 μE m^{-2} s^{-1} en JL) durant 6 cycles nycthéméraux comportant chacun de 0 à 6 cycles de JL suivis de 6 à 0 cycles de JC.

Les résultats obtenus sont exprimés en histogrammes (figure 4). Ils montrent avec évidence que chez les FRP, la VMA et la FMM ne sont pratiquement pas stimulées par une augmentation du nombre de cycles de jour long et donc que la croissance de ces filaments est insensible à la photopériode. En ce qui concerne les FRS et les FD, en revanche, une nette stimulation de leur croissance est obtenue lorsqu'on passe de 2 à 3 cycles de jours longs, sans toutefois qu'elle continue à s'accroître pour un nombre de cycles plus important.

Ces trois cycles représentent la phase d'induction recherchée.

3c - Effet d'un éclairement d'appoint.

Des lots homogènes de 30 thalles ont été soumis, durant 7 jours, à un éclairement d'énergie 30 μE m^{-2} s^{-1} pendant 8 h par jour (lumière trophique) suivi par une lumière d'appoint de même type mais de faible intensité (2 μE m^{-2} s^{-1}) durant 3, 5 ou 8 h.

On peut constater (figure 5), aussi bien à propos de la VMA que de la FMM, que la comparaison entre le matériel ayant reçu un éclairement de faible énergie en sus de l'éclairement trophique de base, d'une part, et le matériel témoin n'ayant reçu que ce dernier, d'autre part, fait apparaître une stimulation comparable à celle que produit un appoint de lumière de même durée mais d'intensité beaucoup plus forte; la troisième régle se trouve donc vérifiée.

En conclusion, cette série d'expériences apporte la preuve que la croissance de *B. antillarum* est dépendante de la photopériode, au moins en ce qui concerne les FRS et les FD.

DISCUSSION

Le présent travail démontre, pour la première fois, qu'une sensibilité photopériodique véritable peut exister durant la croissance d'une algue de type nématothallien. On a vu plus haut que les travaux qui jusqu'à présent ont envisagé des situations comparables chez d'autres algues de même type, n'ont mis en évidence qu'une dépendance de la croissance vis-à-vis de la durée d'éclairement, sans conclure à l'existence — ou non — d'un phénomène de nature indubitablement photopériodique. Et d'autres travaux, qui ont porté sur des espèces de type cladomothallien mais dont la base est de nature nématothallienne, ne

Source : MNHN, Paris

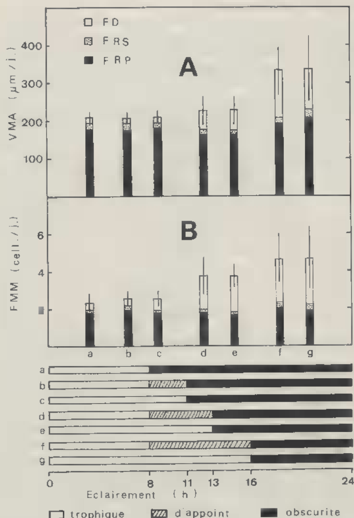


Figure 5 — Action d'éclairements d'appoint (2 μE m^{-2} s^{-1}) de durée variée sur la croissance des différents types de filaments. — A : Action sur la vitesse moyenne d'allongement VMA. — B : Action sur la fréquence moyenne des mitoses FMM. (Éclairement trophique : 30 μE m^{-2} s^{-1} durant 8h par jour).

sont pas suffisamment intéressés à cette dernière pour fournir des points de comparaison. Tel est le cas chez *Scytosiphon lomentaria* (Dring & Lüning, 1975) et *Dumontia contorta* (Rietema, 1982) où n'a été envisagée que l'initiation des ramifications. Chez *Calosiphonia vermicularis*, en revanche, les résul-

Source : MNHN, Paris

tats obtenus par Gayral & Mayoub (1981) permettent de penser que les FRS du disque de base doivent être plus sensibles à l'intensité lumineuse que les FRP (étant donné qu'en lumière très faible le disque ne se constitue que de façon très imparfaite), une condition rencontrée chez *B. antillarum*.

On ne peut généraliser le résultat obtenu ici à toutes les formes nématothalliennes déjà connues pour leur croissance en jours longs (de nombreuses espèces d'*Ectocarpus* (Phéophycées), d'*Ulothrix* (Chlorophycées), d'*Acrochaetium* (Rhodophycées), etc..) : beaucoup d'entre elles ne sont vraisemblablement sensibles qu'à la quantité d'énergie lumineuse.

Il est souhaitable que d'autres espèces soient soumises à une analyse de leur croissance et de leur morphogenèse. En attendant, l'exigence d'une photopériode de jours longs manifestée par les FRS et surtout les FD de *B. antillarum* fournit une explication d'un fait observé dans la nature dans la région de Roscoff (Finistère, France) par F. Magne (comm. pers.) : cette espèce, aisément repérable en été, disparaît de ses stations en hiver pour y reparaître l'été suivant; il est vraisemblable que les thalles subsistent en hiver, mais seulement sous la forme de leur système rampant réduit aux FRP qui peuvent être le siège d'une croissance même en JC sous une lumière d'intensité très faible.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement M. le Professeur F. Magne pour l'aide patiente et aimable qu'il nous a prodiguée, tant au cours de la rédaction de cet article que de l'expérimentation effectuée sous sa direction.

BIBLIOGRAPHIE

BLOOMQUIST H.L., 1958 — The taxonomy and chromatophores of *Pylaiella antillarum* (Grunow) De Toni. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 74 (1) : 25-30.

BUGGELN R.G., 1981 — Morphogenesis and growth regulators. *In* C.S. LOBBAN & M.J. WYNNE (Eds.), *The biology of seaweeds.* London, Blackwell Sci. Publ., pp. 627-669.

CARDINAL A., 1964 — Étude sur les Ectocarpacées de la Manche. *Nova Hedwigia* 15 : 1-86.

CHADEFAUD M., 1952 — La leçon des algues. *Ann. Biol.* 28 : 9-25.

CHADEFAUD M., 1960 — *Les végétaux non vasculaires, Cryptogamie. In* M. CHADEFAUD & L. EMBERGER, *Traité de Botanique.* Paris, Masson.

CHADEFAUD M., 1969 — La morphologie des végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes. *Mém. Soc. Bot. France* 115 : 5-41.

COSSON J., 1977 — Action de la durée d'éclairement sur la morphogenèse des gamétophytes de *Laminaria digitata* (Phéophycée, Laminariale). *Bull. Soc. Phycol. France* 22 : 19-26.

CZAJA A.T., 1930 — Zellphysiologische Untersuchungen an *Cladophora glomerata.* Isolierung, Regeneration und Polarität. *Protoplasma* 11 : 601-627.

Source : MNHN, Paris

DUCHER M., 1975 — *Contribution à l'étude de la morphogenèse du thalle d'Acrochaetium sp.* Thèse de Doctorat 3e cycle, Clermont-Ferrand.

DUCHER M., LARPENT-GOURGAUD M. & LARPENT J.P., 1975 — La notion de photopériodisme chez trois Chlorophycées et une Rhodophycée. *Nova Hedwigia* 26 : 373-383.

DUCREUX G., 1979 — Quelques aspects cellulaires des problèmes de corrélations et de morphogenèse à partir de deux exemples : *Chara vulgaris* L. et *Sphacelaria* Ag. *Bull. Soc. Phycol. France* 24 : 7-19.

FRITSCH F.E., 1939 — The heterotrichous habit. *Bot. Not.* 1939 : 125-133.

GAYRAL P. & MAYOUB H., 1981 — Influence of some factors on the development of *Calosiphonia vermicularis*. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 8 : 98-105.

KATAOKA H., 1975 — Phototropism in *Vaucheria geminata*. II : The mechanism of bending and branching. *Pl. Cell Physiol.* 16 : 439-448.

KERIMIAN T. & LARPENT J.P., 1972 — Problèmes posés par la croissance et le développement d'une Chaetophorale, *Draparnaldia mutabilis*. *Nova Hedwigia* 23 : 225-235.

LARPENT J.P., 1968 — Croissance et morphogenèse du thalle de *Draparnaldia mutabilis*. Étude préliminaire. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 266 sér. D : 1476-1478.

LARPENT J.P., 1973 — Action de la lumière sur les systèmes ramifiés. *Sciences* 4 : 154-168.

LARPENT J.P. et DUCHER M., 1975 — Lumière et développement chez une Rhodophycée. *Compt. Rend. Soc. Bot. France* 169 : 1501-1505.

LARPENT J.P. & JACQUES R., 1973 — Influence de la durée de l'éclairement sur la croissance du thalle de quelques algues (trois Chaetophorales et une Rhodophycée). *Plant Sci. Lett.* 1 : 339-347.

LARPENT-GOURGAUD M., 1969 — Déterminisme de la ramification et du bourgeonnement chez le protonéma des Bryales. *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Vég.* 10 : 60-76.

LARPENT-GOURGAUD M., LARPENT J.P. & JACQUES R., 1971 — Action de la lumière sur la croissance des thalles du *Caespitella pascheri*, du *Draparnaldia mutabilis* et du *Stigeoclonium farctum*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* D : 2888-2891.

L'HARDY-HALOS M.-T., 1970 — Recherches sur les Céramiacées (Rhodophycées, Céramiales) et leur morphogenèse. *Rev. Gén. Bot.* 77 : 211-287.

L'HARDY-HALOS M.-T., 1971 — Recherches sur les Céramiacées (Rhodophycées, Céramiales) et leur morphogenèse. *Rev. Gén. Bot.* 78 : 201-256 et 407-491.

L'HARDY-HALOS M.-T., LARPENT J.P., GAILLARD J. & PELLEGRINI M., 1984 — Morphogenèse expérimentale chez les algues. *Rev. Cytol. Biol. Vég. Bot.* 7 : 311-362.

MAGNE F., 1976 — Quelques caractères cytologiques particuliers du *Bachelotia antillarum* (Phéophycées, Ectocarpales). *Phycologia* 15 : 309-319.

MOHR H. & SHROPSHIRE W.J.R., 1983 — An introduction to photomorphogenesis for the general reader. *In Photomorphogenesis, Encyclopedia of Plant Physiology*, 16B, pp. 24-38.

PEARLMUTTER N.L. & VADAS R.L., 1978 — Regeneration of thallus fragments of *Rhodochorton purpureum* (Rhodophyceae, Nemalionales). *Phycologia* 17 : 186-190.

PERRONE C. & FELICINI G.P., 1972 — Sur les bourgeons adventifs de *Petroglossum nicaeense* en culture. *Phycologia* 11 : 87-95.

PROVASOLI L., 1968 — Media and prospects for the cultivation of marine algae. *In* WATANABE A. & HATTORI A. (Eds.), *Cultures and collection of algae*. Jap. Soc. Plant Physiol. Publ., pp. 63-75.

QUATRANO R.S., 1978 — Development of cell polarity. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 29 : 487-510.

Source : MNHN, Paris

RIETEMA H., 1982 — Effect of photoperiod and temperature on macrothallus initiation in *Dumontia contorta* (Rhodophyta). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 8 : 137-196.

SAUVAGEAU C., 1896 — Note sur l'*Ectocarpus (Pylaiella) fulvescens* Thuret. *J. Bot.* 10 : 165-173 et 181-187.

SHANAB S., JACQUES R. & MAGNE F., 1988 — Croissance et ramification du thalle de *Bachelotia antillarum* cultivé en éclairements monochromatiques. *Plant Physiol. Biochem.* 26 (3) (sous presse).

VINCE-PRUE D., 1975 — *Photoperiodism in plants.* Londres, McGraw Hill.

WAALAND S.D. & CLELAND R., 1972 — Development in red alga *Griffithsia pacifica* : control by internal and external factors. *Planta* 105 : 196-204.

Source : MNHN, Paris